第10卷 第4期 动物学研究 Vol. 10, No. 4
1989年11月 ZOOLOGICAL RESEARCH Nov., 1989

进化细胞生物学的提出及其任务*

李靖炎

（中国科学院昆明动物研究所）

摘　　要

作者提出应创建一门源于进化生物学与细胞生物学两者的交叉学科—进化细胞生物学（细胞的进化生物学）。其根本任务在于用进化的观点考察真核细胞的一切方面，从它们的起源和演化来认识它们的现在。文中列举了其具体的研究内容，并分析了其研究方法上的特点，指出在这里需要把进化生物学的综合性分析与细胞生物学的实验研究最紧密地结合起来。文中还论述了真核细胞的细胞器的“不进化”现象，指出其根本原因在于进化焦点的转移。

关键词： 真核细胞的起源，进化生物学，细胞生物学

一、进化观点与细胞生物学

现存一切生物的结构与生命活动机制无一不是几十亿年的生物进化过程的产物。在研究任何生命现象时，进化的观点都是必需的。进化的观点是现代生物学的最基本的观点。

细胞生物学的研究是否也需要进化的观点呢？以各种低等的和高等的真核生物的细胞作比较，给人的印象却是真核细胞似乎是没有进化的。

真核细胞并非真的与进化无缘，真核细胞总有一个在生命进化的历史中怎样起源的问题。这是细胞生物学无法迴避的一个最基本的问题。真核细胞的各种细胞器在历史上是怎样起源的，真核细胞的原核祖先具有哪些特性，真核细胞的各种具体的生命活动方式又是怎样演变来的，……，所有这些都是需要作具体的分析研究的。了解了这些，还将使我们能对典型的真核细胞及其生命活动方式有更为深切的了解。就以有丝分裂的研究为例。有丝分裂不仅有自己的化学物理的基础，而且有自己的起源和演化的历史。虽则研究有丝分裂的化学、物理机制是重要的，但是毕竟不能在最后把一切都归结于化学物理就算完事。事实上低等真核生物的有丝分裂就是多种多样的，其中有些就与高等真

---

* 本文为国家自然科学基金资助项目“真核细胞细胞核的起源及其早期进化”的一部分。
初稿曾蒙庄孝僡先生提出批评意见，孙国英同志也曾提出可贵的建议，谨在此一并志谢。
本文1988年5月23日收到，同年10月11日修回。

核生物的典型的有丝分裂有很大的差别。它们分别代表着有丝分裂的演化树上的不同的分枝和阶段。认真地对它们进行分析比较，对于我们更为深刻地认识有丝分裂当然是有益的。

辩证法要求我们用发展的眼光考察一切事物。列宁在《论国家》的报告中曾经指出：要想科学地看待国家问题，至少应该对国家的产生和发展情况作一个概括的历史的考察；为了能用科学的眼光观察和处理问题，“最可靠、最必需、最重要的就是不要忘记基本的历史联系，要看一种现象在历史上怎样产生，在发展中经过了哪些主要阶段，并且根据它的这种发展去考察它的现在”。列宁在这里所指的虽然是国家问题，但是列宁所提出的这种考察问题的方法显然是有普遍的意义的。

把列宁的这种观点应用于细胞生物学的研究上，就意味着需要用进化的眼光考察细胞的一切生命活动和结构，也就是说需要有计划有系统地研究原核细胞与真核细胞以及它们的所有生命活动方式的起源和演化，并且根据它们的这种历史的发展变化来考察和认识它们的现在。

反对者可能会说，这是企图以细胞的并未弄清楚的过去来说明细胞的现在。其实诚然是如此。但是在这样作的过程中，人们将依据各种已知的事实对于细胞的历史的发展变化提出一个个具体的假说；在这些假说的指引下，人们将有计划地进行探索或安排具体的实验来进行检验；而这些假说也将在由此而得到的以及从其他方面得到的新的事实的检验下，被否定、修正、补充或丰富和发展。随着工作的逐步深入，我们就将既逐渐弄清楚了细胞的起源和演化的历史，又越来越深刻地认识和理解细胞的现在。这是一条认识细胞的新的道路，亦即进化细胞生物学的道路。

早在1959年，苏联的 Ю. И. Полянский 在为纪念《物种起源》出版100周年所写的《达尔文主义与细胞学问题》一文中，就已经提出了建立“进化细胞学”的必要。但是限于当时生物科学的发展水平，他所指的进化细胞学在很大程度上其实是 А. А. Заварзин 等所开创的“进化组织学”的一部分。从该文中所举出的各种真核生物的细胞器在亚显微结构上的高度一致性来看，当时所已经认识到的其实主要是细胞的“不进化”现象，虽则这种现象迄今还有待于进行深入的研究（见本文等二节）。

目前在对真核细胞的起源和变化的了解方面，已经与五十年代末有了极大的不同。叶绿体和线粒体的内共生起源学说在国际学术界早已得到了公认。在它的推动下已经开创了一门欣欣向荣的新的学科—胞内共存生物学（endocytobiology）。在细胞核的起源方面目前也已经有了比较具体的了解。有关鞭毛的起源，也已有许多人进行了探讨。目前至少有两个国际学会与真核细胞的起源和演化的问题有密切的关系，即国际进化原生生物学学会（International Society for Evolutionary Protistology）和国际胞内共存生物学学会（International Society of Endocytobiology）。近年来有关原核生物与原生生物的细胞生物学和分子生物学的发展，又为真核细胞的起源和演化的更进一步研究提供了一系列新的有关键性意义的材料（例如原细菌类的发现，特别是其中依赖于硫的嗜高温的一类）。

可以认为，明确地提出进化细胞生物学（细胞的进化生物学）作为一门独特的学科分支，如今在时机上已经成熟。

二、真核细胞的"不进化"现象及其解释

比较各种各样的真核生物的细胞时，很容易发现它们彼此是高度一致的，特别是它们的细胞器，例如鞭毛、核被膜等等。既然要从进化的角度考察和认识细胞，对于细胞结构上相当普遍存在的这种"不进化"现象就必须首先加以考察。这也是进化细胞生物学的重要研究课题之一。

虽则具体的问题都应该作具体的分析，但是作者认为细胞器的"不进化"原则上都可以用"进化焦点的转移"来加以解释。

在生物进化的不同阶段和不同的生物类群，进化的焦点是不一致的。在任何生物体内都同时存在着各种结构与它们各自所肩负的机能任务之间的矛盾，这些矛盾就是生物体的各种结构进化的动力〔有关的分析参见《细胞在生命进化历史中的发生》（李靖炎，1979）的第十二章〕。进化的焦点则决定于对以个体为单位进行的自然选择影响最大的那一类矛盾。凡是有利于解决这些关键性矛盾的突变，都会以特别大的机率被积累起来；反之，与此无关的突变，哪怕是从长远来说极为有利的突变，也只会以很小的机率得到保存。在一个进化阶段上的主要矛盾基本上得到了解决以后，另外的结构与机能之间的矛盾就会上升为主要的矛盾，进化的焦点也就相应地发生了转移。

在最原始的单细胞真核生物由其原核的祖先进化形成之际，各种细胞器的产生，特别是细胞核的产生，是进化的焦点。一旦各种细胞器都已形成，并且基本上适应于它们各自所负担的机能任务以后，进化的历史就进到了一个新的历史阶段。在此新阶段（原生生物分歧进化阶段）中，进化的焦点将不再是放到各种细胞器的完善化上，而是转移到了细胞结构的整体布局上。此时细胞的整体结构在生存竞争上远比各种细胞器的进一步改进为重要。这就可以说明为什么在原生动物、单细胞的藻类和真菌，细胞的整体是那样地变异多端，而它们的细胞器通常却彼此相差很小。在此新阶段进化的焦点不再在各种细胞器的改进上，是因为它们已经基本上适应于它们所负担的机能任务，而任何具体的细胞器的改进其实都是有限的，而不是无限的，因为受制于它们自身的结构体制，而结构体制的重大改变通常是很难的。虽则任何一种生物结构与其所负担的机能任务之间永远存在着矛盾，永远都会有进一步改善的余地，但是当细胞器进化到了一定的地步以后，由于自身的结构体制的限制，改进的步伐越来越小，给个体在生存竞争上所带来的新的好处也越来越小，细胞整体结构的改变就越来越重要了，因此进化焦点的转移是不可避免的。

进化到更以后的阶段时，自然选择将以多细胞的个体整体为单位进行，那时细胞间的分化和个体整体结构的变异将是进化的焦点，细胞器的改进就更不重要了。反之，由于诸细胞器已经成了整个复杂有机体的构建基础，它们的任何变异都可能带来重大的副作用。这时自然选择将不再促使它们进一步完善化，而是将阻止它们发生变异。

同样的道理也可以用来解释为什么DNA的复制等基本分子生物学机制并不会随着单细胞真核生物一步步进化成为最高等的生物而相应地发生改变。

三、进化细胞生物学的内容与意义

进化细胞生物学的具体研究内容目前暂且可以归纳如下：（1）真核生物的原核祖先的确定，它们的特点与属性；（2）真核细胞的整体及其各种细胞器的起源和演化；（3）真核细胞及其细胞器的各种生命活动方式的起源和演化；（4）真核细胞的细胞群体及细胞社会关系的起源和演化；（5）在真核细胞的起源和演化的各个阶段上细胞的整体及其各种细胞器的具体的进化动力问题的研究；（6）细胞的许多基本的生命活动机制和细胞器并不随着真核生物的整体的进化而进化的原因的研究；（7）胞内共生物在进化过程中转化成为细胞器的原因、条件和规律的研究；（8）某些真核生物特有的细胞器（如纤毛虫类的大核、动基体鞭毛虫类的动基体、某些昆虫幼虫体内的多线染色体等）的起源和演化。核型的进化本来也应该列入进化细胞生物学的研究范围，但是细胞遗传学早已在这方面作了大量的工作并且卓有成效。

进化细胞生物学的根本目的在于通过具体的研究，从进化的观点对各种细胞生物学现象作历史的考察和分析，以期能对它们有新的和更为深刻的认识。这也就是它的最主要的社会效益。这种认识的深化自然就有利于加强人们对各种细胞生物学现象的利用和控制。

进化细胞生物学的研究除了有助于深入地认识细胞及其生命活动，具有细胞生物学的意义而外，其进化生物学的意义也是极其明显的。真核细胞与真核生物的起源问题本身就是具有普通生物学意义的最重要的进化生物学问题之一。在这方面如能取得进展，在丰富和发展辩证唯物主义的自然观上都是有价值的。有关胞内共生物转化为细胞器的条件与规律的研究无疑具有独特的进化生物学意义。

迄今原生生物的系统发生上还有许多问题没有弄清楚。进化细胞生物学的研究在这方面也有可能作出重要的贡献。例如有关尖尾藻的染色体的结构与细胞化学性质的研究（李靖炎等，1978），关于其染色体碱性蛋白(孙毓麟等，1978；范佩芳，1983)与类核小体（高奇蓉，1980；张志新，1980）的研究，特别是关于其核分裂方式的研究（Gao Xiao-ping and Li Jing-yan，1986），全都表明它们与一般的涡鞭毛虫类（甲藻）是相去颇远的，可能应划为不同的门。微胞子虫的进化地位问题也是一个例证。其 5.8S rRNA 与 LS rRNA 的连续（Vossbrinck and Woese，1986）和其70S 型的细胞质核糖体（Curgy等，1980）似乎意味着它们是最原始的真核生物。但是它们的细胞核的典型真核的性质，以及它们的有丝分裂和减数分裂，却又提示并非如此。尖尾藻的核分裂方式显然是微胞子虫的核分裂方式（Malone and Canning，1982）的祖先方式。这些都表明微胞子虫虽然是很低等的，但并非就代表着最原始的真核生物。我们最近对它们的以及其他单细胞真核生物与原核生物的5.8S rRNA区域和LS rRNA区域的核苷酸序列的比较研究表明，微胞子虫的5.8S rRNA与LS rRNA 的连续看来是次生性的，是由于基因的融合而造成的（5.8S rRNA区的3′端与LS rRNA 区的5′端都缺失了一段，看来是在基因融合时相应的两段随同二基因间的ITS2区一起丢失了）(Li Jing-yan，1989)。

进化细胞生物学的研究还应该能为某些特殊的细胞工程技术的创立开辟道路并提供

理论依据。事实上叶绿体和线粒体的内共生起源学说就已经起到了这种作用。

四、进化细胞生物学在研究方法上的特点

进化细胞生物学作为一门起源于进化生物学与细胞生物学（以及分子生物学）的新兴的交叉学科，从研究内容上来说，既是进化生物学的一个独特的部分，又是细胞生物学的一个特殊的分支；而在研究方法上，它又与这两大学科中的任何一种都有异有同。

进化细胞生物学在研究方法上有进化生物学的综合性的分析研究的一面，这是与一般的细胞生物学研究明显不同的。在系统进化的研究中，为了确定某一生物类群的起源和地位，通常都需要大量地多方面地搜集资料，之后再进行综合性的分析。单纯依靠某一个方面的资料而不去全面地分析问题，往往要导致错误。为了弄清楚真核细胞的起源与其早期的演化，亦即最原始的单细胞真核生物的起源与演化，必须从细胞生物学的各个分枝、分子生物学、生物物理、生物化学、遗传学、原生动物学、藻类学、真菌学、细菌学、古微生物学……等各个学科收集一切可能有用的资料，来进行综合性的分析。Margulis（1970、1981）、Schwemmler（1979）和我们（李靖炎，1979，1988）在叶绿体和线粒体的内共生起源上，我们在细胞核的起源（李靖炎，1979）和在真核生物的原核祖先问题（李靖炎，1988）上，所作的都是这种工作。企图单纯依靠作实验来解决真核细胞的起源问题，无疑是思想方法上的错误。

但是进化细胞生物学在研究方法上还有细胞生物学与分子生物学的实验研究的一面，这又是它不同于一般的系统发生的研究的。实验性的研究之所以能在这里与综合性的分析紧密地结合起来，关键在于，在综合性分析的基础上，我们有可能对真核细胞的某一细胞器或某一生命活动方式的起源与演化的全过程或其某一部分，提出具体的可供检验的理论推断。之后我们就可以安排具体的实验去检验这一具体的理论推断的正确性。由此得到的具体结果，无论是正的还是负的，又可以放到下一步的综合性的分析中去加以衡量。如此周而复始，我们就可以逐渐地接近于真理。事实上，叶绿体和线粒体的内共生起源学说也正是通过这种途径而越来越多地说服了原先坚决反对它的人们的。

下面仅以染色体的起源问题作为例证。

根据对多方面资料的综合性分析，可以断定最原始的细胞核是由真核生物的原核祖先的类核体被原始性的内质网所包围而形成的；被包围的类核体也就成了最原始的染色体。以后这种原始性的细胞核才会逐步进化成为典型的细胞核。

在现存的所有真核生物中间，只有涡鞭毛虫类（甲藻）的核最相似于我们所推断的原始性的细胞核。如果它们的核确实接近于原始核的话，则它们的染色体就应该还保留着许多类核体的特性。事实确实如此。我们也有意识地在这方面作了一些检查：

（1）涡鞭毛虫类的染色体曾在很长时间内被认为与原核生物的类核体一样，是不含碱性蛋白的，纯由赤裸的DNA构成。但是在1975年以后，Rouviere-Yaniv 的实验室和其他实验室的一系列工作都表明，真细菌的类核体普遍地含有碱性蛋白，但并非组蛋

白。Searcy (1975) 和Zillig的实验室的工作 (Thomm等, 1982) 表明, 原细菌的类核体同样是如此。那么涡鞭毛虫类的染色体又如何呢? 我们作了一系列的细胞化学与生物化学检查 (Li Jing-yan, 1984), 结果和Rizzo (1987)、Herzog and Soyer (1981) 等的生化工作一起证实了它们也是含有碱性蛋白的, 而且所含的也不是组蛋白。

（2）Giesbrecht在六十年代初即已发现细菌的类核体在电镜下有与涡鞭毛虫染色体相似的形象。已知一种根瘤菌的类核体与涡鞭毛虫的染色体高度地相似 (Gourret, 1978)。我们对与之很接近的大豆根瘤菌进行了检查, 但发现其类核体在切片上的形象与涡鞭毛虫染色体相差很远。继后的连续超薄切片的三维重组工作表明, 其类核体实际上是由染色质索环疏松地扭结而成的 (吴传芬、李靖炎, 1986)。两种根瘤菌关系很近, 不能设想它们的类核体的结构会有根本性的不同。因此应该认为两者都是由染色质索环构成的; 而当染色质索环紧紧地螺扭起来时, 其切面上也就会出现涡鞭毛虫染色体所特有的形象。Oakley 与Dodge (1979) 依据连续超薄切片的三维重组和染色体铺展所得到的结果, 已经指出涡鞭毛虫染色体是由染色质索环螺扭而成的。因此上述的工作从一个新的方面证实了涡鞭毛虫染色体与类核体的一致性。

（3）动基体鞭毛虫类体内只有一个线粒体, 后者有一个 (在锥体虫类) 或数个 (在波多虫类) 巨大的类核体, 即动基体。波多虫类的动基体在一定的时期可以呈现出涡鞭毛虫染色体样的结构。锥体虫类的动基体在虫受到一定的药物处理后也会如此。我们的细胞化学和生物化学研究表明, 利什曼原虫*Leishmania*的动基体像细菌类核体一样, 也含碱性蛋白 (Li Jing-yan and Wu Chuan-fen, 1985; 张建文、李靖炎, 1988)。我们还发现, 动基体实际上也是由一个染色质索环构成的, 只是很扁, 两边相贴 (Li Jing-yan and Wu Chuan-fen, 1985)。在一定的药物作用下它会螺扭起来, 于是也就造成了涡鞭毛虫染色体样的形象。线粒体已知是起源于古代过胞内共生生活的真细菌, 因此上述的发现再次证实了涡鞭毛虫染色体与类核体的一致。

参 考 文 献

高奇萍 1980 尖尾藻染色质结构的初步研究。Ⅱ. 实验生物学报 13: 469—470。

范佩芳 1983 尖尾藻染色质结构的初步研究——酸溶性蛋白质的研究。实验生物学报 16: 339—343。

李靖炎等 1978 尖尾藻染色体碱性蛋白的细胞化学检查。实验生物学报 11: 303—308。

李靖炎 1979 《细胞在生命进化历史中的发生》, 科学出版社。

李靖炎 1989 真核细胞起源研究的进展 (一). 细胞生物学进展, 第一卷。高等教育出版社。

孙毓麟、范佩芳、商伟明 1978 关于尖尾藻细胞核内酸溶性蛋白的分析。 实验生物学报, 11: 297—302。

吴传芬、李靖炎 1986 根瘤菌染色质体的三维重组观察。 中国细胞生物学学会第三次会议论文摘要汇编, p. 1。

张建文、李靖炎 1988 砂鼠利什曼原虫染色质与动基体碱性蛋白的初步研究。 动物学研究, 9: 269—275。

张志新 1980 尖尾藻染色质结构的初步研究。Ⅰ. 实验生物学报, 13: 470。

Curgy, J. J., J. Vavra and C. Vivares 1980 Biol. Cellulaire 38: 49—50.

Gao Xiao-ping and Li Jing-yan 1986 Nuclear division in the marine dinoflagellate Oxyrrhis marina. J. Cell Sci., 85: 161—175.

Giesbrecht, P. 1961 Zbl. Bakt. Hyg., I. Abt. Orig. 183: 1—43.

Gourret, J. -P. 1978 Biol. Cellulaire 32: 299—306.

Herzog, M. and M.-O. Soyer 1981 Eur. J. Cell Biol. 23: 295—302.
Li Jing-yan 1984 Studies on dinoflagellate chromosomal basic proteins. BioSyetems, 16: 217—225.
Li Jing-yan and Wu Chuan-fen 1985. Cytochemical studies on the basic protein in the kinetoplast of Leishmania gerbilli. Endocytobiosis and Cell Research, 2: 83—90.
Malone, L. A. and E. U. Canning 1982 Protistologica 18: 503—516.
Margulis, L. 1970 Origin of Eukaryotic Cells. Yale Univ. Press.
Margulis, L. 1981 Symbiosis in Cell Evolution. W. H. Freeman
Oakley, B. R. and J. D. Dodge 1979 Chromosoma 70: 277—297.
Rizzo, P. J. 1987 The Biology of Dinoflagellates. Blackwell Sci. Pub. p. 143—173.
Rouviere-Yaniv, J. and F. Gros 1975 Proc. Nat. Acad. Sci. USA 72: 3428—3432.
Schwemmler, W. 1979 Reconstruction of Cell Evolution: A Periodic System. CRC Press.
Searcy, D. G. 1975 Biochim. Biophys. Acta 395: 533—547.
Thomm, M., K. O. Stetter and W. Zillig 1982 Zbl. Bakt. Hyg., I. Orig. C3: 128—139.
Vossbrinck, C. R. and C. R. Woese 1986 Nature 320: 287—288.
Полянский, Ю. И. 1959 Дарвинизм и проблемы цитологии. Цитология 1: 477—485.

THE PROPOSAL OF EVOLUTIONARY CELL BIOLOGY AND ITS ROLE

Li Jingyan

(*Kunming institute of Zoology, Academia Sinica*)

The author suggests to found a new scientific branch —— evolutionary cell biology, which is an overlapping part of evolutionary biology and cell biology. The main subject of this new scientific branch is to study the origin and evolution of eukaryotic cells and their various living activities in order to examine them from the standpoint of how they arose in history and what principle stages they passed through in their development, and from the standpoint of their developments, to examine what they have become today.

The content of evolutionary cell biology can be temporarily definded as the following: 1. the prokaryotic ancestor of eukaryotes; 2. the origin and evolution of eukaryotic cells and their organelles; 3. the origin and evolution of various activities of eukaryotic cells and their organelles; 4. the origin and evolution of the social relationships among cells; 5. the motive force in the origin and evolution of eukaryotic cells; 6. the "un-evolution" phenomena of organelles; 7. the law and conditions on transforming endocytosymbionts into cellular organelles; 8. the origin and evolution of the special organelles

in certain eukaryotes (e. g. the macronucleus in ciliates, the kinetoplast in kinetoplastid flagellates).

For studying the problems of evolutionary cell biology, both synthetical analyses of evlutionary biology and experimental researches of cell biology are necessary and ought to be integrated with each other.

The main cause of the "un-evolution" phenomena of cellular organelles and the author regarded that these phenomena were mainly induced by the transference of the focal point of evolution.

Key words: eukarvotic cells, evolutionary biology, cell biology